

ECOTOPES DES ARBRES ET GRADIENTS ECOLOGIQUES VERTICAUX EN FORET GUYANAISE

par Roelof A.A. OLDEMAN

*Centre ORSTOM de Guyane, B.P. 165, Cayenne **

Les notions d'habitat, de niche et d'écotopé, récemment revues par Whittaker, Levin et Root (1973), traduisent toutes très nettement leur origine zoologique. Les auteurs cités proposent, pour une plus grande clarté, d'appliquer le terme de « niche » au rôle de l'espèce dans une communauté biologique, celui d' « habitat » à la réponse de l'espèce aux facteurs du milieu communautaire, ce qui se traduit par sa distribution spatiale, et celui d' « écotopé » à l'éventail complet d'adaptations de l'espèce aux facteurs extérieurs appartenant à la niche et à l'habitat. Cette proposition s'appuie sur de nombreux exemples ayant tous un point commun : la niche, l'habitat et l'écotopé apparaissent comme des hyperespaces à plus de quatre dimensions.

Or ceci est fait pour confondre le botaniste de terrain qui aimerait pouvoir disposer d'un cadre de référence permettant, dans la nature, de délimiter et de représenter une niche, un habitat ou un écotopé en tant que situations réelles, tridimensionnelles, ou encore en tant que processus, en ajoutant le facteur temps. Cette dernière représentation graphique exigerait une série de dessins, figurant une succession de situations, ou mieux encore un dessin animé.

L'analogie d'Eugene P. Odum (1953), comparant l'habitat à l'« adresse » d'un organisme et la niche à sa « profession », permet encore de situer ces concepts dans les conditions naturelles : l'habitat, entité statique, est la configuration de l'espace susceptible d'être occupé par un être vivant à un instant donné et la niche, entité dynamique, représente la modification de la situation de cet être par rapport à son habitat. Cette image est particulièrement claire pour les animaux qui sont généralement mobiles

* Adresse actuelle : Mission ORSTOM, Apartado Postal 099-13, Quito, Ecuador.

17 AVR. 1975

O. R. S. T. O. M. Ex1

Collection de Référence

69

M n°

7501 Bot.

et qui, à aucun moment de leur vie, individuellement ou en tant que population, ne remplissent entièrement leur habitat, et qui ne le modifient souvent que d'une façon négligeable.

Cependant, deux aspects de cette représentation ne sont pas satisfaisants. Le premier concerne la différenciation de l'habitat, dont toutes les parties ne sont pas équivalentes : en 1971, E.P. Odum pallie cet inconvénient en distinguant la « niche spatiale ou niche-habitat », la « niche trophique » et la « niche multidimensionnelle », cette dernière incorporant des paramètres comme la température, l'humidité, la lumière, la nature du sol, etc. Le deuxième aspect gênant n'a, à notre connaissance, jamais été explicité : l'habitat, loin d'être constant, change sous l'influence des êtres qui y vivent ; même si ces changements tendent souvent à s'annuler, dans un équilibre plus ou moins homéostatique, l'habitat est, tout comme la niche, quelque chose de fondamentalement dynamique.

Deux démarches sont possibles pour tenir compte de ce phénomène. On peut caractériser chaque habitat par une couleur, et concevoir la mosaïque des habitats en termes de mosaïque de couleurs différentes, même si ces « couleurs » changent de place d'une façon kaléidoscopique. Ceci aboutit à une définition abstraite de chaque habitat d'où, curieusement, ce type d'analyse fait disparaître l'aspect topographique, pour ne laisser subsister que les caractères physiques, chimiques et, le cas échéant, biotiques sous forme de multiples vecteurs mathématiques. Les animaux qui sont mobiles peuvent suivre leur habitat quand celui-ci se déplace, et la relation entre « niche » et « habitat », dans le sens de Whittaker et al., reste maintenue.

Le botaniste ne peut cependant raisonner entièrement de la même façon parce qu'une partie au moins de l'individu chez les végétaux supérieurs (la base de leur tige principale) reste généralement au même endroit pendant toute l'existence de la plante. A partir de ce point, qui correspond approximativement au lieu de germination, le végétal occupe graduellement un certain espace, jusqu'à ce qu'il atteigne sa taille maximale. La configuration de la plante, à ce stade, a été déterminée par son potentiel morphogénétique et par les occasions de le réaliser qui lui sont offertes par le milieu. Ceci contraint le botaniste à considérer un espace bien réel, géométriquement défini, et à étudier ses modifications telles qu'elles se manifestent au niveau de l'organisme qui l'occupe et dans le milieu ambiant : c'est la démarche alternative de celle qui a été exposée ci-dessus. Sous réserve d'une abstraction moins poussée que celle que conçoivent Whittaker et al., le mot « écotope » paraît le mieux convenir à l'ensemble de facteurs considérés ; il a donc été utilisé dans la présente étude. Il est cependant regrettable que le terme de « niche », qui, étymologiquement, convenait parfaitement dans ce contexte,

ait graduellement perdu sa signification première, en devenant de plus en plus abstrait.

Si l'on veut définir l'écotopie d'une plante, il faut commencer par considérer la diaspore, de volume insignifiant, point de départ du développement d'un organisme destiné à occuper le plus souvent un espace important à l'échelle de son biotope. Il s'avère également nécessaire de connaître à la fois les principes de la morphogénèse végétale et les modalités d'action de l'environnement sur cette morphogénèse. Dans le règne animal, par contre, la morphogénèse est moins importante pour la détermination de l'écotopie, d'autant plus qu'à l'échelle du biotope, la majorité des animaux peuvent être représentés comme des points mobiles.

L'agrandissement avec l'âge du biovolume (1) des végétaux entraîne une modification de leur environnement, en particulier du fait de l'interception progressive de la lumière incidente, de l'augmentation de l'absorption de CO_2 , et de la modification de l'humidité atmosphérique par la transpiration. Cette modification graduelle du milieu s'exprime de la façon la plus pure en l'absence de facteurs limitants extérieurs tels que les baisses hivernales de température, l'existence de périodes de sécheresse accentuée, les inondations, etc. C'est donc dans les régions à climat équatorial, précisément caractérisé par une faible amplitude des variations annuelles et saisonnières des facteurs liés à la radiation solaire, jamais limitante, et par des précipitations qui ne sont presque jamais inférieures au seuil de sécheresse écologique, que l'on trouve les exemples les plus nets de création et de régulation de microclimats dus presque exclusivement à l'action des végétaux.

Dans de tels écosystèmes à régulation biotique prépondérante du microclimat, la rétro-action (« feedback ») de ce micro-climat n'a d'impact que sur le développement des *végétaux*, tandis que celui-ci détermine la configuration future de l'écosystème. Ces interactions d'ordre énergétique entre climat et végétaux aboutissent à un équilibre ayant une forte tendance à se maintenir et cet équilibre, thermodynamiquement parlant, représente l'état homéostatique d'un système ouvert. Cet état va de pair avec une architecture appropriée de la végétation et avec une répartition spatiale de différents modes de production biologique, liés à cette structure, mais réalisés par des individus végétaux ayant chacun leur propre architecture. Nous insistons sur ces faits qui peuvent paraître élémentaires, afin d'éviter deux erreurs fondamentales

(1) La densité de la matière végétale ne jouant pas de rôle dans ces phénomènes, le mot biovolume paraît ici convenir. Plusieurs auteurs (cf. Odum et Pigeon, 1970-1972), que nous avons antérieurement suivis, utilisent le terme de biomasse indifféremment pour des données en cm^3 ou en grammes. Tout compte fait, cet usage n'est pas correct, le volume concernant surtout l'état d'expansion d'un organisme, tandis que la masse se réfère aux propriétés de la matière vivante.

et également fâcheuses : celle de ne pas voir les arbres à cause de la forêt, et celle de ne pas voir la forêt à cause des arbres.

Dans les pages qui suivent nous discuterons succinctement de la régulation biologique du microclimat, des architectures arborescentes et forestières effectuant cette régulation, puis du développement des écotopes végétaux sous l'influence de la sylvigénèse.

La majorité des données utilisées proviennent de nos recherches en Guyane française ; pour une analyse et une bibliographie plus détaillées nous renvoyons le lecteur à notre travail de 1974.

LES ARBRES ET LEUR CROISSANCE

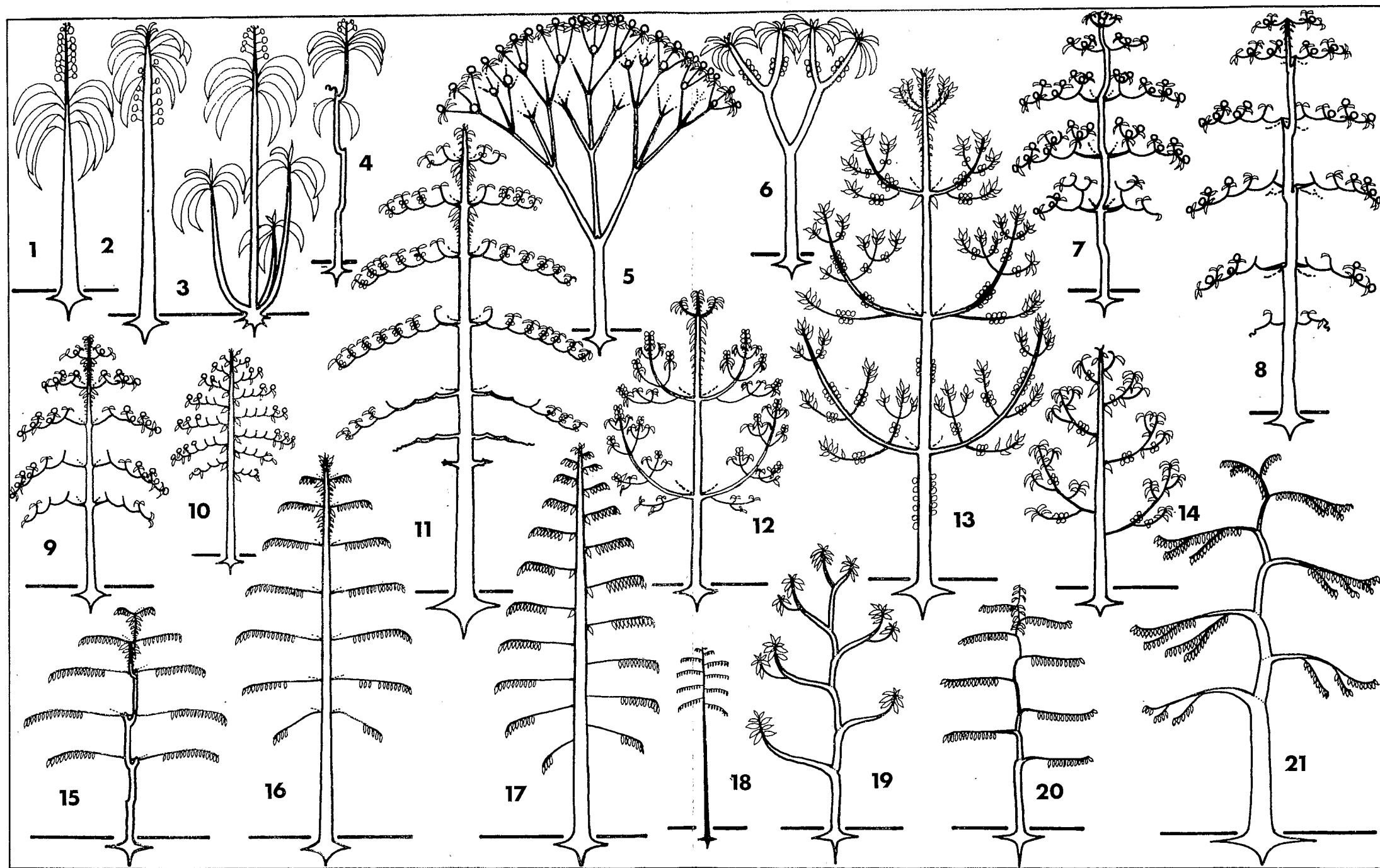
La germination d'une graine normale dans le biotope normal de l'espèce est suivie de l'édification d'un appareil végétatif montrant à chaque étape de croissance une architecture spécifique caractéristique, donc héréditaire. Les propriétés de cette structure dépendent de la dynamique de croissance, qui est analysable en termes d'activation de méristèmes selon une séquence précise. En plus, l'activité de ces méristèmes peut être plus ou moins différenciée. Outre les méristèmes actifs dans l'édification de l'architecture initiale, issue de la germination, la plupart des arbres forment des méristèmes restant en repos pendant cette phase de croissance.

L'activité méristématique se manifeste par son résultat visible sur le plan de la *morphologie des axes*. Ceux-ci peuvent provenir d'une croissance définie ou indéfinie, la fin de la croissance définie étant très souvent causée par une floraison terminale. La différenciation des axes peut être orthotrope ou plagiotrope, l'*orthotropie* se rapportant à une croissance verticale et une phyllotaxie spiralee, et la *plagiotropie* à une croissance horizontale et une disposition dorsi-ventrale des feuilles. Enfin, la morphologie des axes peut être homogène sur toute la longueur ou montrer des zones alternantes d'un caractère différent, résultats respectifs d'une activité méristématique *continue* ou *épisode* (=rythmique) (1).

L'activation de méristèmes latéraux sur un axe mène à une *ramification*, qui n'est pas indépendante du caractère de l'axe portant les branches. Lorsqu'elle intervient sur des axes définis elle aboutit à une suite, linéaire ou non, de courtes unités dont l'ensemble est un *sympode*, l'axe à croissance indéfinie étant un

(1) Le terme de *rythme* couvrant des réalités biologiques plus générales que la seule croissance méristématique évoquée ici, il a paru souhaitable d'utiliser un mot différent pour ce cas spécial : à la suite de discussions entre F. Hallé, P.B. Tomlinson et l'auteur, nous utiliserons l'expression de « croissance épisodique ».

Figure 1. — Les modèles architecturaux les plus courants chez les arbres tropicaux (Oldeman, 1974). Les systèmes racinaires, mal connus, sont représentés symboliquement : 1, modèle de Holttum ; 2, modèle de Corner ; 3, modèle de Tomlinson ; 4, modèle de Chamberlain ; 5, modèle de Leeuwenberg ; 6, modèle de Schoute ; 7, modèle de Kwan-Koriba ; 8, modèle de Prévost ; 9, modèle de Fagerlind ; 10, modèle de Petit ; 11, modèle d'Aubréville ; 12, modèle de Scarrone ; 13, modèle de Rauh ; 14, modèle d'Attims ; 15, modèle de Nozeran ; 16, modèle de Massart ; 17, modèle de Roux ; 18, modèle de Cook ; 19, modèle de Champagnat ; 20, modèle de Manganot ; 21, modèle de Troll. L'ordre de numérotation n'implique aucune filiation.



monopode. L'apparition des branches peut, en outre, être épisodique ou continue : dans le premier cas, ces branches ne naissent que dans certaines zones ; dans le deuxième, elles se forment dans chaque aisselle foliaire.

Selon ces critères, la *dynamique de croissance* peut être résumée sur un schéma, qui mérite le nom de *modèle architectural*. L'inventaire des modèles réalisés par les arbres tropicaux a mené à la constatation que, par rapport à la multitude des espèces, les modèles sont peu nombreux. Il en existe environ 25, décrits en détail par Hallé et Oldeman (1970) et résumés plus tard par nous-même (Oldeman, 1974). La connaissance de ces modèles (fig. 1) est, sur le terrain, indispensable pour analyser la forêt selon la méthode exposée ci-dessous.

Lorsque l'arbre grandit, il finit par sortir de son biotope de germination et par pénétrer dans une couche qui est généralement plus riche en énergie incidente. Il en résulte le plus souvent l'activation de méristèmes autres que ceux qui ont réalisé le modèle initial. Leur activité va alors répéter complètement ou partiellement ce modèle initial, phénomène que nous qualifions

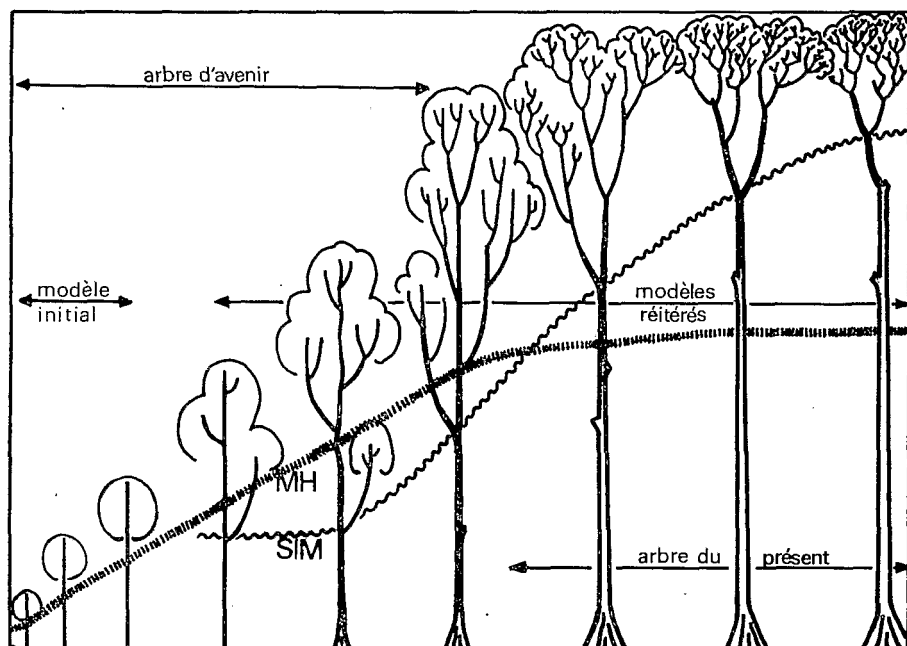


Figure 2. — La réitération du modèle en forêt. Chaque axe dessiné est un *tronc*, les branches étant symbolisées par les lignes courbes des « cimes ». L'échelle de temps est approximativement logarithmique. MH = ligne de développement de la mi-hauteur des arbres. SIM = ligne de développement du niveau d'inversion morphologique.

de *réitération du modèle*, et qui est un mode de ramification distinct de celui qui caractérise le modèle lui-même. La croissance d'un arbre conforme au modèle aboutit à l'édification d'un tronc portant des branches ; la réitération complète provoque, par conséquent, la formation de troncs supplémentaires, portés par le tronc et par les branches initiaux (fig. 2).

En forêt, ces troncs réitérés sont édifiés par vagues successives : les dimensions des troncs d'une vague donnée sont plus petites que celles de la vague précédente, mais leur nombre augmente. Chez un arbre ayant atteint son expansion maximale, la réitération du modèle se produit à une échelle si minuscule qu'elle ne peut plus servir à augmenter l'espace occupé par le végétal. Désormais, elle assurera seulement la persistance de l'arbre, stade « adulte » (1) qui dure généralement très longtemps et qui correspond, sur le plan individuel, à l'état homéostatique évoqué plus haut pour la forêt dans son ensemble.

Ces faits fournissent des critères pour diviser en trois catégories la plupart des arbres forestiers appartenant aux Dicotylédones. Ceux qui ne montrent qu'un seul tronc, ou un nombre réduit de troncs réitérés, peuvent encore continuer à croître : possédant un potentiel de croissance, ces arbres « jeunes » (1) sont des *arbres d'avenir*. Lorsque le stade d'expansion maximale a été atteint, les arbres adultes possèdent un très grand nombre de troncs réitérés : n'ayant plus de potentialité d'expansion, ce sont les *arbres du présent*. Enfin, il existe de vieux arbres fortement traumatisés, survivant tant bien que mal, inadaptés à la couche forestière où ils se maintiennent en attendant leur élimination inévitable : ce sont les *arbres du passé*. Sur le terrain, trois sources d'information permettent de classer pratiquement chaque arbre dans l'une des catégories précédentes : l'architecture de l'arbre lui-même (fig. 1 et 2), les données relevées dans la littérature sur les dimensions maximales des espèces et la connaissance de la forêt qu'ont les guides locaux.

LES ENSEMBLES FORESTIERS

L'architecture d'une forêt guyanaise est ici illustrée par un profil forestier relevé dans l'île de Cayenne, sur un plateau situé à 155 mètres d'altitude sur la Montagne Mahury, entre le Lac du Rorota et le Lac Lalouette (fig. 3). Au profil, qui représente la couche forestière entre 10 mètres de hauteur et la voûte, a été

(1) Ces qualificatifs de « jeunes » et « adultes » n'ont pas forcément un sens chronologique et ne se réfèrent qu'au stade de culmination de biovolume qui est atteint dans le second cas, et non dans le premier. D'après les recherches d'Oliver (comm. pers., 1973), tous les arbres d'une forêt de Nouvelle Angleterre s'avéraient avoir le même âge chronologique.

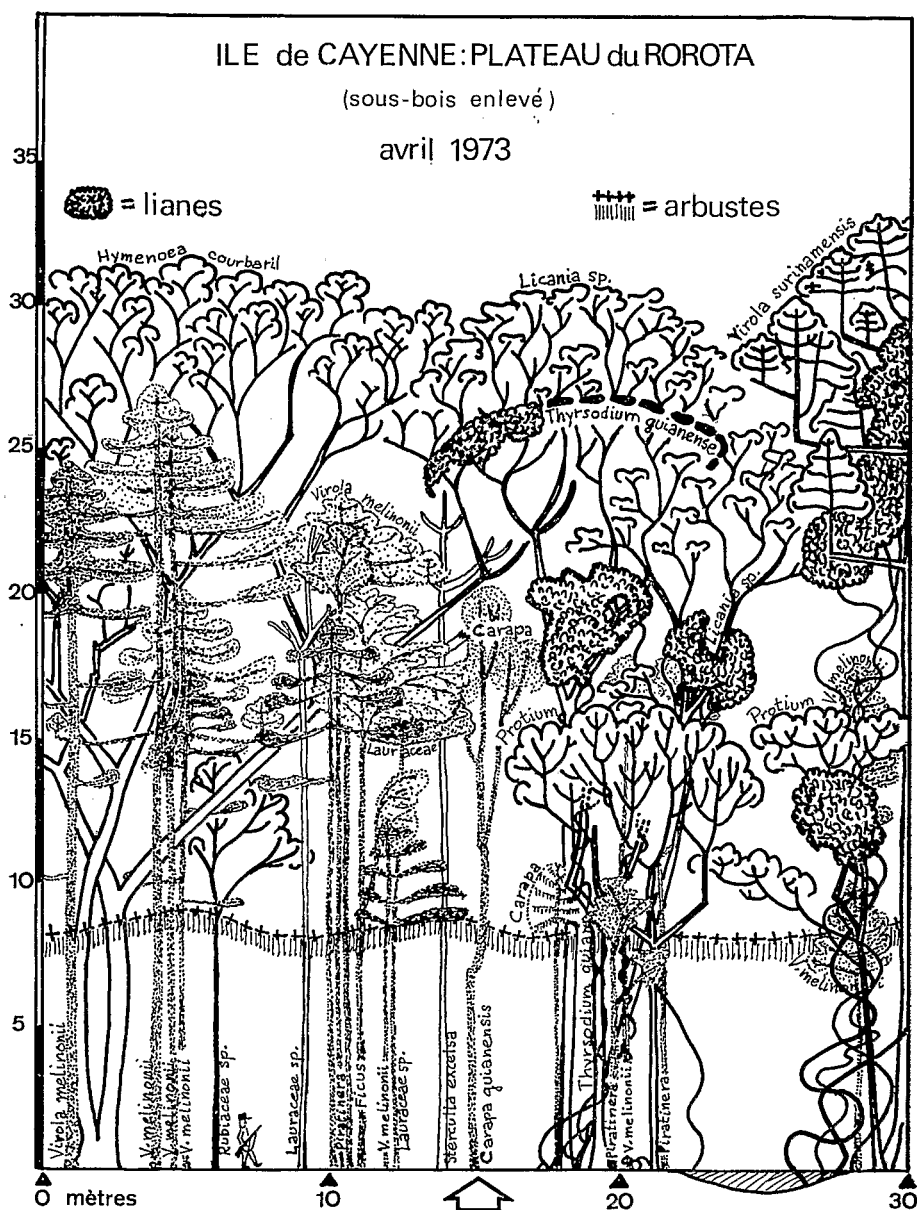


Figure 3. — Profil d'une parcelle de forêt de 20 × 30 m dans l'île de Cayenne à l'altitude de 155 m. En traits épais, les arbres du présent. En pointillés et ombrés, les arbres d'avenir. En traits minces, les arbres morts, du passé. Le pointillé épais indique une cime dans la parcelle qui n'a pas été dessinée en détail pour rendre plus lisible le dessin. La ligne de croisillons à environ 8 m indique le niveau supérieur d'un ensemble structural arbustif. La forêt est plus âgée à droite qu'à gauche de la flèche blanche. À droite de cette limite, les ensembles structuraux arborescents se situent à 16 m et à 32 m environ.

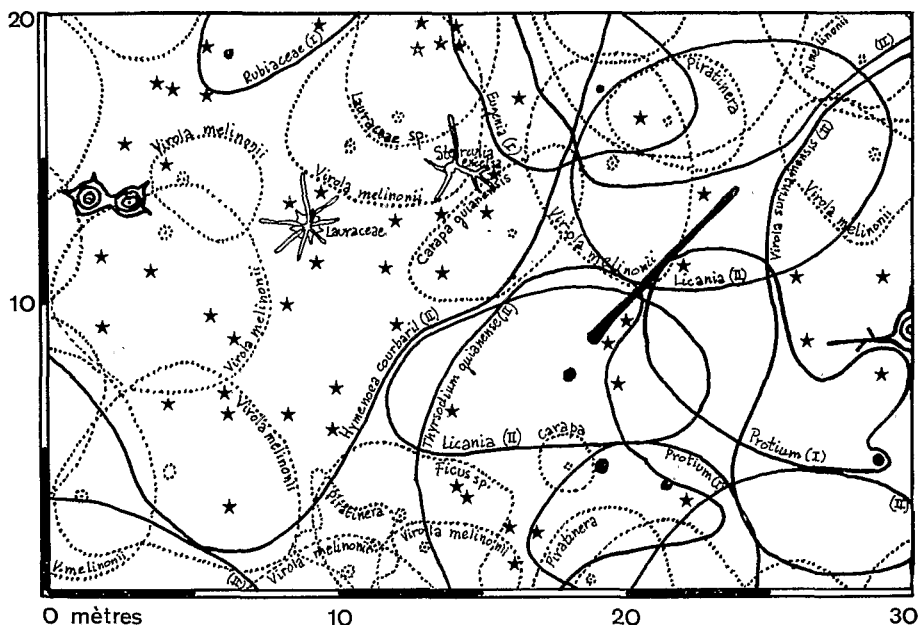


Figure 4. — Plan de la parcelle de la figure 3. Mêmes conventions pour les dessins mais les arbres d'avenir ne sont pas ombrés. Les projections des couronnes ont été estimées à partir du sol. Un tronc d'arbre du présent se trouve en biais (voir profil). Les étoiles indiquent la position d'arbustes de l'ensemble structural arbustif, d'une hauteur d'environ 8 m.

ajouté un plan de la parcelle (fig. 4) sur lequel les surfaces des couronnes, houppiers ou cimes (1), ont été estimées à l'aide d'observateurs placés à la verticale des branches périphériques. La parcelle est partagée en deux par la limite de deux stades de succession forestière, dont aucun ne représente la formation « climacique » de la forêt sempervirente guyanaise : la végétation de la moitié gauche de la parcelle (fig. 3) est plus jeune que celle de la moitié droite.

Sur le profil et le plan, les arbres du présent, d'avenir et du passé ont été différenciés graphiquement, comme indiqué dans la légende. En outre il existe, surtout dans la partie la plus jeune, une importante population d'espèces nomades sciaphiles, de l'espèce *Virola melinonii* (Myristicaceae, « Yayamadou-montagne »). De telles plantes montrent une réitération insignifiante, ne se produisant pas par vagues, tandis que la distribution de leurs cimes au travers de l'épaisseur de la forêt est plus ou moins

(1) Ces termes désignent la partie supérieure de l'arbre, à partir de la première ramification vivante.

fortuite. La présence d'espèces nomades sciaphiles dans une population d'espèces forestières indique généralement un manque de structuration de la forêt. Les espèces nomades décrites par Van Steenis (1956) sont héliophiles — par exemple *Musanga cecropioides* (Moraceae) en Afrique, *Oroxylum indicum* (Bignoniaceae) en Asie du Sud-Est, *Cecropia* sp. pl. (Moraceae, « Bois-Canon ») en Amérique tropicale — et ont une structure très caractéristique. Elles forment une seule couche de cimes, lorsqu'elles constituent des peuplements secondaires monogénériques d'âge uniforme.

La réitération se produisant en général lorsque le houppier de l'arbre pénètre dans une partie du biotope plus riche en énergie lumineuse et les premières fourches des arbres localisant la première réitération (fig. 1), l'architecture du grand *Hymenaea courbaril* (Caesalpiniaceae, « Courbaril ») à gauche du profil est significative : l'existence d'une première fourche à 2 mètres du sol, puis de fourches puissantes vers 10 mètres de haut, indique que le biotope a été ouvert jusqu'à ce que cet arbre ait créé de l'ombre. Le feuillage du Courbaril est léger, ce qui concorde avec le développement des *Virola* nomades. À gauche du profil, tous les arbres du présent se trouvent dans la voûte, le reste de l'espace étant occupé par des nomades et des arbres d'avenir.

Ces « jeunes » arbres d'avenir sont, par contre, clairsemés à droite du profil, à cause d'une dépression du terrain qui, atteignant la carapace latéritique imperméable, rend le sol insuffisamment profond et fait qu'il est inondé à chaque saison des pluies. Les cimes des arbres adultes sont groupées en deux couches. Nous appellerons la population d'arbres jeunes *ensemble d'avenir* et la population d'arbres « adultes » *ensemble du présent*. Les arbres du présent dont les cimes forment une couche horizontale plus ou moins continue et située à une hauteur définie seront réunis dans un *ensemble structural*, sous-division de l'ensemble du présent. Ces catégories d'arbres forestiers ne coïncident pas avec les « strates » distinguées par d'autres auteurs et découpées dans l'ensemble du peuplement : ici, les ensembles structuraux qui définissent la stratification n'appartiennent qu'à l'ensemble du présent. Telle est, très rapidement esquissée, notre méthode d'analyse. Elle a été développée ailleurs (Oldeman, 1974) d'une manière plus détaillée ; la figure 5 la résume.

Dans la partie la plus âgée de la forêt du plateau du Rorota (fig. 3, à droite), il existe donc deux ensembles structuraux arborescents, ayant respectivement leur niveau supérieur à environ 16 et 32 mètres du sol. *L'ensemble d'avenir* s'insère dans l'espace entre les ensembles structuraux, et dans les interruptions de ceux-ci, lorsqu'ils ne sont pas continus. *L'ensemble du passé*, comportant dans le cas présent deux arbres morts sur pied, est insignifiant pour la structure forestière. Sur toute la surface de

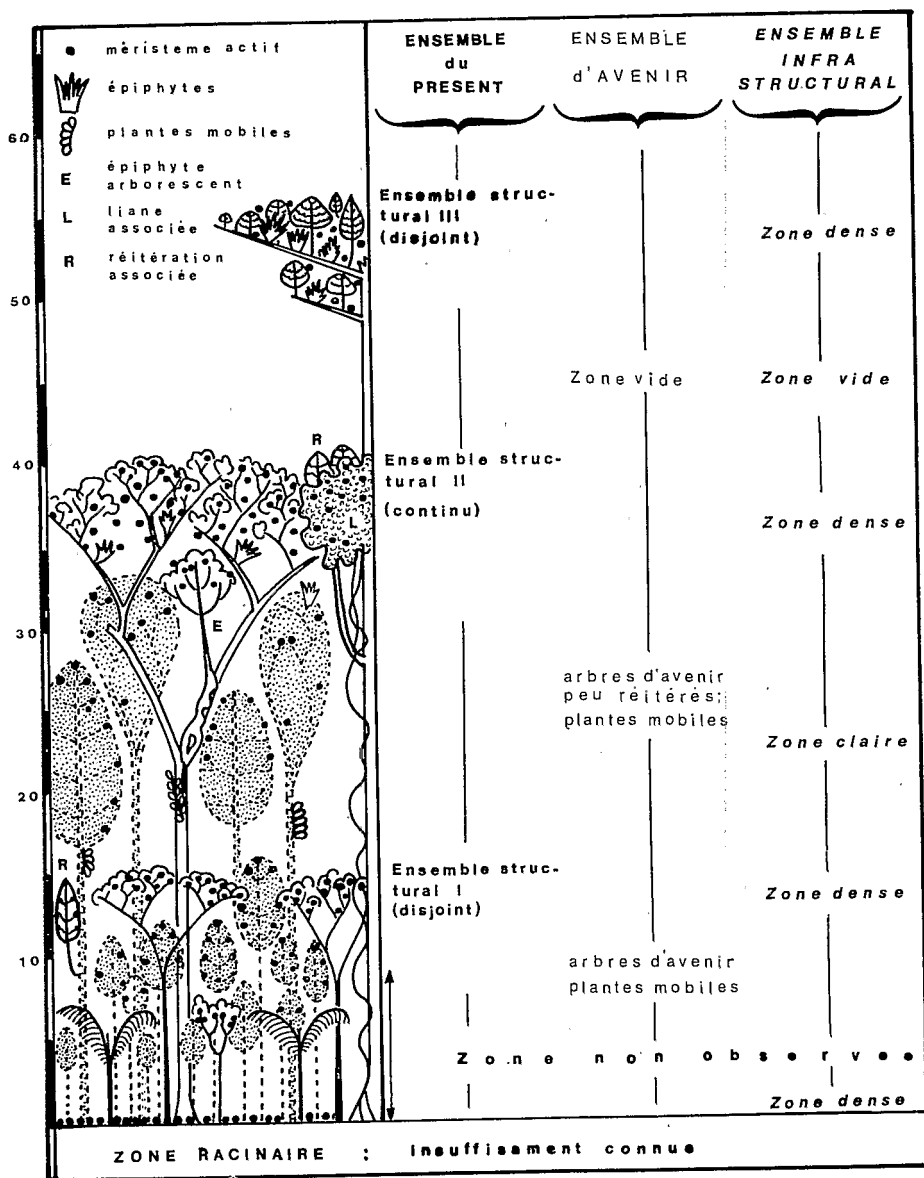


Figure 5. — Schéma d'une forêt sempervirente montrant les ensembles forestiers, d'après Oldeman (1974). L'ensemble infrastructural n'a pas été considéré dans le présent article.

la parcelle il existait, avant l'abattage du sous-bois, un ensemble structural d'arbustes, à une hauteur de 8 à 9 mètres. Le plan (fig. 4) en indique la densité.

Notons pour mémoire le rôle des lianes, visibles à droite du profil. Ces plantes possèdent des « cimes » qui, pour la plupart, se confondent avec celles des arbres « adultes », dont elles augmentent l'opacité. Quelques « cimes » de lianes se trouvent ici dans l'espace occupé par l'ensemble d'avenir, situation que nous serions tenté d'attribuer au caractère clairsemé de ce dernier. L'étude architecturale des lianes et celle de leurs fonctions sylvigénétiques restent à faire.

STRATIFICATION FORESTIERE ET GRADIENT VERTICAL DE LUMIERE

En disposant de la surface estimée des cimes feuillées, en estimant que chaque cime intercepte 90 % de la lumière incidente — chiffre global, basé sur quelques mesures photométriques, mais qui reste à nuancer — et en classant les cimes d'après l'ensemble auquel elles appartiennent, on peut calculer le pourcentage de lumière interceptée en fonction de la hauteur sous forêt. La planimétrie des surfaces de cimes d'arbres existant sur la moitié droite du plan (fig. 4) donne les résultats consignés dans le tableau I, qui fait ressortir la part absolue et relative qu'assume chaque ensemble forestier dans l'interception de la lumière.

TABLEAU I

Planimétrie des surfaces de cimes

	Surfaces absolues	Surfaces relatives
<i>Ensemble du présent :</i>		
Ensemble structural II	366 m ²	122 %
Ensemble structural I	95 m ²	32 %
	461 m ²	154 %
<i>Ensemble d'avenir</i>	176 m ²	59 %
(y compris 88 m ² de nomades).		
<i>Ensemble du passé</i>	0 m ²	—
<i>Surface totale des cimes</i>	637 m ²	213 %
<i>Surface de la partie droite de la parcelle</i>	300 m ²	100 %

Il est à souligner que la planimétrie des cimes sur la parcelle entière n'aurait pas de signification écologique puisqu'elle aboutirait à des valeurs moyennes pour deux structures forestières différentes, alors que le but de l'opération est justement de mettre en évidence la régulation biotique de l'irradiation dans une forêt de structure homogène.

Les cimes des lianes, dont la surface ne peut être estimée avec précision, n'ont ni été dessinées sur le plan, ni considérées pour le tableau I.

En admettant une extinction de la lumière sous forêt approximativement conforme à la loi de Beer (cf. Monsi, 1968),

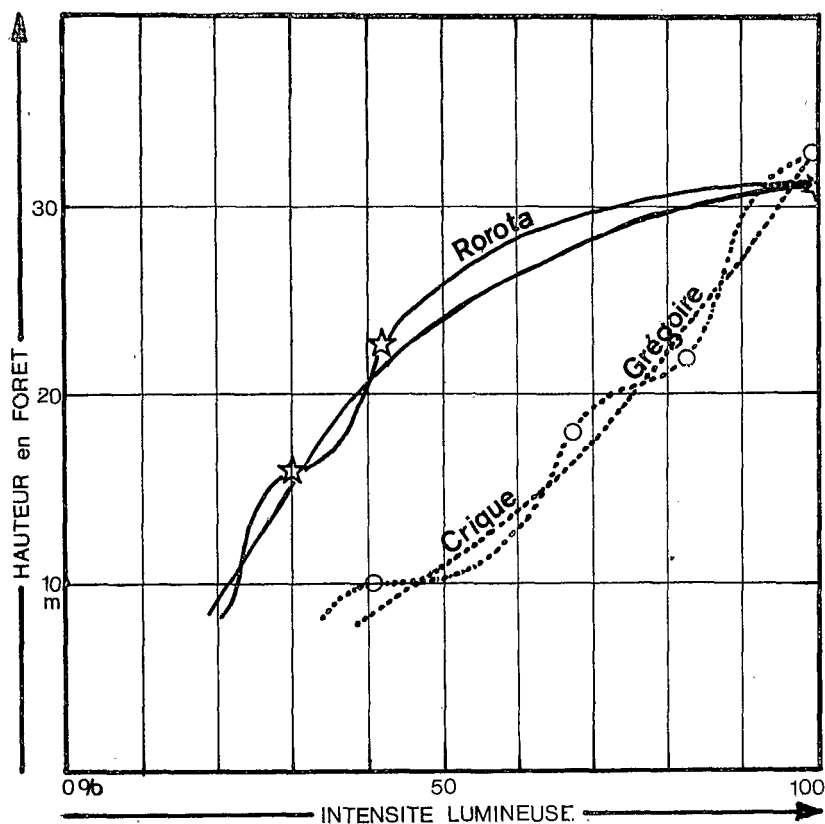


Figure 6. — Les gradients verticaux d'éclairement sous forêt à Rorota et à Grégoire. La base convexe du gradient traduit une population d'arbres peu dense à Rorota ; cette même base concave à Grégoire indique une population très dense. La modulation des gradients est due à la stratification forestière. A Rorota, la courbe ne concerne que la moitié droite du profil. La réalité de ce gradient modulé d'éclairement a été très récemment prouvée grâce à des mesures directes, par MM. Bonhomme et Varlet-Grancher, bioclimatologistes de l'I.N.R.A. en mission en Guyane (comm. pers., 1974).

le gradient lumineux vertical relatif prend la forme graphique représentée sur la figure 6. Il s'agit d'une courbe modulée ; la base de la modulation est aisément dessinée sans calcul. La courbe modulée représente l'efficacité de la photoassimilation, d'autant plus que la production photosynthétique n'est pas fonction linéaire de l'intensité de la lumière (fig. 7) : l'interception d'une petite quantité d'énergie photonique en sous-bois peut influencer la photoassimilation autant que l'interception d'une grande quantité de lumière dans la voûte. La courbe modulée indique la forme générale du gradient vertical trouvé en Guyane, selon le même mode d'évaluation, par exemple en forêt primaire à Crique Grégoire (fig. 6). Elle résulte du fait que la forêt équatoriale montre des couches horizontales successives, où la luminosité est respectivement plus faible et plus forte que ne l'indiquerait une courbe de régression traduisant l'extinction moyenne entre la voûte et le sol forestier. Ces couches sont liées aux *formes* différentes des producteurs de biomasse plutôt qu'à des différences de densité de la biomasse elle-même, quoique celles-ci puissent également intervenir.

D'après nos recherches (Oldeman, 1974), la forme de la base du gradient modulé dépend de la densité globale de la forêt : lorsque la courbe est concave vers le haut, la forêt est très dense, quand la relation est approximativement linéaire la forêt est moyennement dense, et quand la courbe est convexe vers le haut

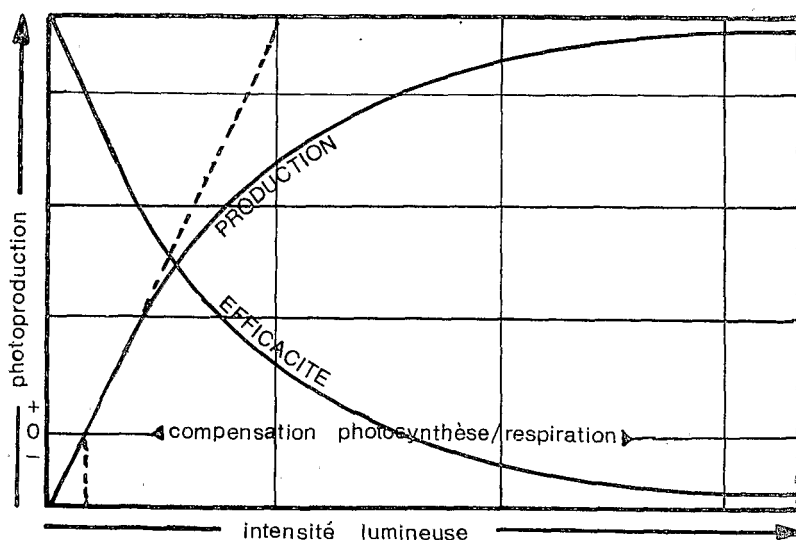


Figure 7. — Evolution générale, non linéaire, de la productivité et de l'efficacité photosynthétique en fonction de l'intensité de la lumière. D'après Kok (1960), simplifiée.

les arbres sont plutôt clairsemés. La modulation elle-même traduit la régulation du microclimat lumineux par l'architecture forestière, les zones à interception maximale correspondant aux ensembles structuraux. On voit que la forêt à Rorota (fig. 6) est peu densément peuplée, la base du gradient étant convexe vers le haut, et que son architecture ne permet pas encore une biorégulation du climat très poussée, comme en témoigne la faiblesse de la modulation. Il est probable que la présence de grandes cimes de lianes à tous les niveaux est à la fois une conséquence et un « palliatif » de cette situation.

LA SURFACE D'INVERSION MORPHOLOGIQUE

Sur les arbres « adultes » (fig. 2) des ensembles structuraux il est facile de noter les endroits où a débuté une phase de forte expansion par réitération de troncs : ce sont les fourches successives, sous les parties feuillées de la cime. Il faut à ce propos remarquer que ces points significatifs sont caractéristiques des forêts équatoriales à Dicotylédones, et manquent dans celles composées d'arbres sans réitération, comme les Palmiers et de nombreuses Gymnospermes.

Jusqu'à la première fourche, un arbre a tendance à édifier un tronc de plus en plus puissant ; plus haut, les dimensions des troncs surnuméraires diminuent et leur nombre s'accroît avec chaque vague de réitération successive : la tendance est ici à la formation de complexes végétatifs de plus en plus petits. Aussi, la première fourche mérite-t-elle le nom de point d'inversion morphologique. L'élagage naturel des troncs réitérés de fortes dimensions en dessous de la cime, chez les arbres très âgés, fait que le point d'inversion se déplace vers le haut (fig. 2), sans qu'il soit pour cela besoin d'en changer le nom.

Les points d'inversion définissent, sur une zone donnée de forêt et pour chaque ensemble structural, un niveau et une surface d'inversion. Ceux-ci marquent la limite entre une zone basse, où les architectures des arbres sont essentiellement déterminées par le seul modèle initial, et une zone haute, où une réitération de plus en plus prolifique réalise des modèles de plus en plus modestes.

Nous avons démontré ailleurs (Oldeman, 1974) que le fonctionnement physiologique d'un arbre d'avenir, en dessous de la surface d'inversion, correspond à une phase où la lumière est le facteur limitant, mais où l'approvisionnement en eau et en sels minéraux dissous — par l'intermédiaire des racines et du xylème fonctionnel — n'est pas limité. Lorsqu'un arbre franchit le niveau de la surface d'inversion, la situation change : la quantité de lumière disponible devient pratiquement illimitée, mais l'eau va peu à peu manquer, pour des raisons pédologiques ou du fait

de limitations inhérentes à la croissance cambiale. Un tel « régime sec » caractérise les arbres « adultes ». Le passage de la phase à lumière limitante vers un stade à lumière abondante provoque l'activation des méristèmes surnuméraires réalisant la réitération.

Il a été stipulé ci-dessus que la différenciation des axes procure des critères pour la définition des modèles arborescents : cette différenciation caractérise, entre autres, la distribution des feuilles. Afin de saisir le rôle des différents arbres dans la sylvigénèse, et leur place en tant qu'éléments de la structure forestière momentanée, la notion de réitération a été introduite. Elle est plus grossière, car elle ne fait appel qu'au nombre et à la position des troncs — un tronc pouvant avoir des caractéristiques morphologiques très différentes selon le modèle de l'arbre. Cette démarche permet de lier entre eux, par des changements d'échelle successifs et rapprochés (« niveaux d'intégration ») l'appareil photosynthétique et l'écosystème forestier.

Lorsqu'on renonce aux degrés intermédiaires, la méthode de recherche change en fonction de cette approche : elle doit s'appuyer sur la statistique afin d'interpréter le rôle des feuilles, très nombreuses et groupées en « cimes vertes », au sein de la forêt. Ce système d'analyse est courant en écologie, par exemple chez H.T. Odum et R.F. Pigeon (1970-1972) et chez les chercheurs d'Osaka et de Kyoto (Kira, Monsi, Ogawa, Shinozaki et autres). La forme de l'arbre n'est alors plus guère utilisable : chez Shinozaki et coll. (1964), un tel végétal devient un ensemble de nombreuses feuilles, recevant chacune leur apport d'énergie non photonique au travers d'un ou de plusieurs tuyaux verticaux, groupés dans le tronc. Cette « *pipe model theory* » rend effectivement compte, d'une façon assez abstraite mais parlante, des échanges d'énergie (1) entre systèmes d'organes au sein d'un même organisme arborescent. Elle ne peut, par contre, incorporer la morphogénèse telle qu'elle est présentée dans ces pages, car elle conçoit l'organisme comme la seule somme de ses organes. En effet, nous pensons que, sur le plan énergétique, qui est celui des auteurs cités, la formation d'un nouvel organe apporte à l'arbre non seulement une certaine biomasse supplémentaire, mais, en plus, un accroissement d'information. Cette information, apport d'énergie qui aboutit par exemple à une complexité accrue du réseau des corrélations physiologiques, est difficilement quantifiable. Sa manifestation peut être exprimée, d'une façon simple, par des schémas comme les figures 1 et 2.

Il va de soi que ces deux approches permettent cependant de nombreuses comparaisons. Dans le contexte de la *surface*

(1) Ces échanges sont entendus ici dans un sens très large, y compris par exemple l'énergie de liaison chimique prélevée dans les aliments et qui est parfois considérée isolément (« nutriments », « sels minéraux », etc.). L'information est également une forme d'énergie, d'après Brillouin.

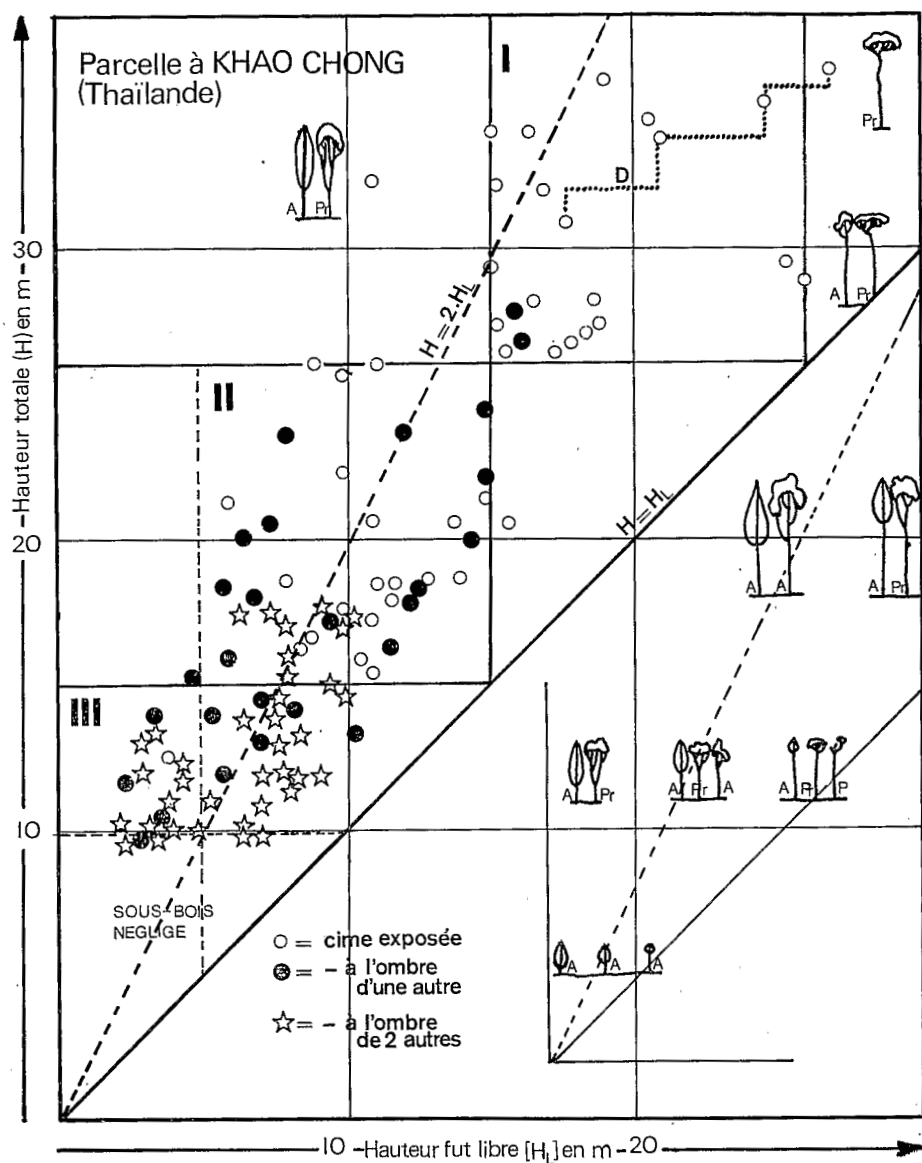


Figure 8. — Relation entre la hauteur totale (H) et la hauteur du tronc libre (H_L) chez les arbres d'une parcelle de 40 × 40 mètres en Thaïlande d'après Ogawa et al. (1965). Le nuage de points indique la position des cimes et leur groupement en trois strates (I, II et III). Nous avons ajouté la ligne $H = 2.H_L$, représentant le début de la phase d'expansion finale, la ligne pointillée D, figurant l'évolution d'un point (H, H_L) lors de la croissance d'un arbre, et les petits schémas architecturaux permettant une comparaison avec la figure 2. Le graphique original comporte des points dans la couche du sous-bois, en dessous de 10 m ; ils ont été négligés ici pour permettre une meilleure comparaison avec la figure 3.

Abréviations utilisées : A = arbres d'avenir ; P = arbres du passé ;

Pr = arbres du présent.

d'inversion morphologique, nous comparerons par exemple ci-dessous le travail d'Ogawa et al. (1965) avec l'analyse des pages précédentes. Dans leur étude de la structure d'une forêt sempervirente à Khao Chong (Thaïlande) les botanistes japonais utilisent la répartition des feuilles comme critère de stratification ; puisque les techniques employées dans des végétations basses s'avéraient impraticables en forêt dense, ces chercheurs ont essayé de grouper les cimes, en relevant la hauteur de la première branche vivante chez tous les arbres de leur parcelle d'inventaire. La relation entre hauteurs totales et hauteurs de troncs libres, ainsi mise en évidence, a été reproduite sur la figure 8, à l'exception de la zone en dessous de 10 mètres qui ne peut être comparée au profil du plateau du Rorota (fig. 3). Nous avons ajouté (fig. 8) de petits schémas permettant une comparaison directe avec les figures 2 et 3, une ligne pointillée (D) retraçant l'évolution du point d'inversion pendant la croissance d'un arbre du présent (cf. fig. 2) et enfin une ligne ($H = 2 H_L$) au niveau de laquelle la hauteur totale des arbres est le double de la hauteur du tronc libre. Cette ligne est importante en tant que repère du début de la phase homéostatique, comme le montre la figure 2, là où mi-hauteur et niveau d'inversion morphologique se côtoient.

Le graphique de la même relation chez les arbres du plateau du Rorota (fig. 9), élément de comparaison assez fruste car ne comprenant que 22 points, montre un nuage de forme analogue à la figure 8. La distribution des points par rapport à la ligne $H = 2 H_L$ est très proche sur les deux graphiques : la figure 8 comporte, pour 1 point sur la ligne, environ 5 points à gauche et 9 points à droite ; sur la figure 9 cette proportion est de 6 points à gauche et de 15 points à droite pour 1 point sur la ligne. Or, la forêt observée à Rorota n'est pas homogène, avec ses deux zones de structure différente, dont aucune ne représente le « climax » forestier guyanais.

C'est pourquoi nous avons établi un même graphique pour une parcelle de forêt bien structurée, à Montagne la Fumée, dans la région de Saül, dont un profil a été publié ailleurs (Oldeman, 1974). Ce graphique (fig. 9) montre une toute autre distribution des points : pour 1 point sur la ligne $H = 2 H_L$ on en trouve un seul à sa gauche mais 20 à sa droite.

Sur les deux graphiques guyanais, contrairement à celui de Thaïlande, une différenciation des points a été possible ; nous avons distingué arbres du présent, arbres d'avenir et nomades. On constate, en comparant les deux graphiques de la figure 9, qu'aucune différence n'existe entre ces trois catégories, quant à la relation H/H_L . Avec une stratification plus poussée de la végétation, *tous* les arbres ont un point d'insertion plus élevé de la branche vivante inférieure ; chez les arbres d'avenir et les nomades, ce point correspond donc probablement sur le plan

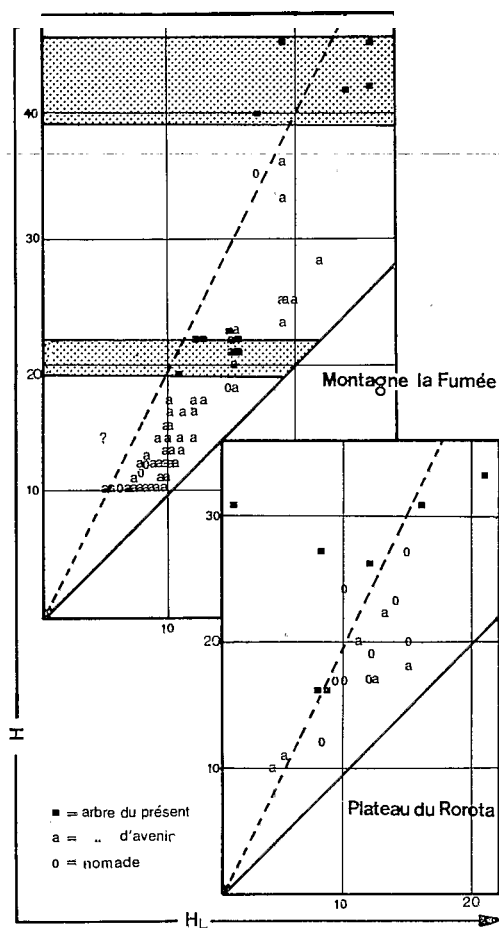


Figure 9. — Même relation que celle de la figure 8, mais pour deux parcelles guyanaises de 20×30 mètres. La forêt à Mt. la Fumée est vieille et bien stratifiée, celle de Mt. Rorota est jeune et hétérogène. La stratification paraît impliquer le mouvement de tous les points vers la droite, sans différence entre arbres d'avenir, arbres du présent et nomades. Les conventions sont les mêmes que pour la figure 8, sauf indication contraire ; les zones ombrées correspondent aux cimes du présent (ensembles structuraux).

biologique au point d'inversion des arbres du présent. Graphiquement, la stratification de la forêt s'accompagne ainsi d'un mouvement vers la zone à droite de la ligne $H = 2H_L$ de ces points d'insertion. Ceci mène à penser que la parcelle de Khao Chong possède une architecture imparfaite.

Que penser alors des « strates » distinguées au sein de cette forêt par Ogawa et al. ? Tout d'abord, qu'elles se rapportent à

l'ensemble de la population arborescente et ne représentent donc pas l'équivalent de nos ensembles structuraux. Il faut également remarquer que la surface considérée à Khao Chong est de 1 600 m² (40 × 40 m), contre 600 m² (20 × 30 m) en Guyane ; nous avons stipulé ailleurs (Oldeman, 1974) qu'une surface supérieure à 600 m² contient presque forcément des éléments d'hétérogénéité. Pour Khao Chong, ceci est confirmé par la projection des cimes (fig. 6 d'Ogawa et al.) : il s'agit d'une mosaïque de stades de reconstitution sur chablis. Une autre preuve de ce fait se trouve dans la répartition des points sur le graphique reproduit ici (fig. 8), où l'on trouve, côte à côte, à 12,5 mètres de hauteur, des cimes exposées au soleil et d'autres qui sont deux fois surcimées.

Cependant l'existence des groupes de points indiqués par Ogawa et al. sur ce graphique, à l'aide des chiffres romains I, II et III, nous paraît indéniable. L'architecture étant hétérogène, on peut se demander si ces groupements de cimes ne sont pas dus au fait qu'il s'agit d'une « mosaïque de reconstitution ». Les points d'inversion constitueraient alors le lien entre la notion d'architecture considérée sur une surface réduite couverte par une phase de succession et celle d'une surface plus étendue, couverte par une mosaïque de reconstitution, selon des modalités qui nous échappent pour l'instant. Il est à souligner que l'approfondissement de ce problème pourrait amener à une définition scientifique de la forêt, définition qui a jusqu'ici défié les chercheurs.

La comparaison entre ce travail des botanistes d'Osaka et nos données guyanaises montre en tout cas que les points d'inversion sont des marqueurs morphologiques importants, même si on les regarde sous des optiques différentes. Afin de préciser leur signification en tant qu'indicateurs d'une régulation forestière du microclimat, considérons à nouveau les gradients verticaux.

LA SURFACE D'INVERSION ECOLOGIQUE

On a vu antérieurement que l'inversion morphologique correspondait à un changement dans l'éco-physiologie de l'arbre, changement qui conditionnait son mode d'expansion. Lorsque l'absence de lumière constitue le facteur limitant essentiel, les arbres transpirent au maximum, se conforment au modèle architectural initial ou montrent une réitération peu importante ; leur croissance peut même finir par s'arrêter. Cette stagnation de la croissance, bien connue des sylviculteurs, constitue en quelque sorte une phase homéostatique provisoire : en effet, de tels arbres peuvent ainsi attendre pendant longtemps que le milieu leur permette de se remettre à croître, à moins qu'ils ne meurent prématurément entre temps. Dès que la lumière est suffisante, l'expansion de l'arbre reprend et se poursuit ensuite

jusqu'à ce que les racines soient à la limite de leur capacité d'absorption ou jusqu'à ce que le système cambial arrive à sa production maximale de tissus conducteurs. C'est alors que l'eau devient le facteur limitant de la croissance et la production photosynthétique s'effectue désormais avec un minimum de transpiration ; cet état caractérise les arbres du présent en phase homéostatique finale.

Tout ceci a une répercussion immédiate sur les gradients verticaux de lumière et d'humidité à l'intérieur de la forêt. Des zones relativement sombres alternent avec des zones mieux éclairées. Parallèlement des couches à hygroscopie relativement constante et élevée, due au moins en partie à la forte transpiration des « jeunes » arbres, alternent avec des couches moins humides du fait de la plus faible transpiration des arbres culminants. Pour l'instant, nous pouvons faire abstraction des autres facteurs tels que la température, la composition du spectre lumineux et la teneur en CO² que l'on peut considérer comme des modulateurs secondaires des deux gradients précédents.

Sur la figure 6 on a représenté le gradient de lumière, déterminé dans la forêt à Crique Grégoire selon la méthode employée au Plateau de Rorota. Ne disposant pas de mesures faites en Guyane du gradient vertical d'humidité atmosphérique, nous avons utilisé les chiffres de Cachan et Duval (1963), obtenus en forêt du Banco (Côte-d'Ivoire). La structure de cette forêt est en effet, qualitativement comme quantitativement (mais non floristiquement), très proche de celle de la végétation inventoriée à Crique Grégoire. On peut donc penser que la régulation du microclimat par ces deux forêts, situées dans des zones climatiques également peu différentes, doit donner lieu à l'existence de gradients verticaux approximativement semblables.

Sur la figure 10 ont été superposés le gradient vertical d'irradiation relevé à Crique Grégoire, et le gradient vertical d'humidité atmosphérique en saison des pluies, mesuré en forêt du Banco par Cachan et Duval. Il est probable que ce schéma donne une bonne idée de l'évolution des deux principaux gradients verticaux tels qu'on pourrait les mesurer sur une même parcelle de forêt sempervirente.

La forêt tropicale humide serait donc stratifiée par l'alternance de couches à faible éclaircissement et forte humidité d'une part et de couches mieux éclairées et plus sèches d'autre part. Les premières coïncident avec l'ensemble d'avenir, les secondes avec les ensembles structuraux. Ces conditions sont exactement celles que suggère l'architecture des arbres dans ces couches. Il est à noter que les points où s'inverse la tendance de la courbe modulée par rapport à la courbe de base se trouvent près de la mi-hauteur de chaque ensemble structural. La corrélation entre ce niveau de mi-hauteur, le niveau d'inversion écologique, et le

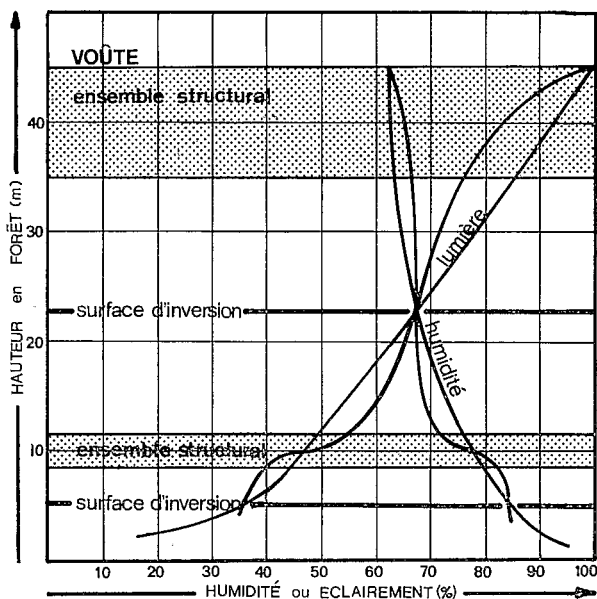


Figure 10. — Les inversions des paramètres écologiques et l'architecture forestière. Le gradient de lumière est celui trouvé à Crique Grégoire, le gradient d'humidité celui mesuré en Côte-d'Ivoire par Cachan et Duval (1963).

niveau d'inversion morphologique à la mi-hauteur (fig. 2 et fig. 8) est à souligner.

La hauteur totale d'une forêt bien structurée permet donc de connaître approximativement celle du niveau d'inversion écologique (= mi-hauteur totale). Le niveau d'inversion morphologique, par sa forme et par son écart par rapport à la mi-hauteur, fournit une indication sur l'âge de la forêt (cf. fig. 2) ; relevé sur de plus grandes surfaces, il permet de déterminer la proportion du terrain couverte d'une forêt bien structurée et celle qui se trouve supporter des phases plus ou moins « matures » de reconstitution forestière sur chablis. D'après un relevé récent du niveau d'inversion morphologique supérieure sur un transect de $1\,500 \times 20$ mètres en forêt guyanaise (Mts. Galbao, près de Saül) dont les résultats seront publiés ultérieurement, la forêt « mature » ne représente pas plus de 5 à 10 % de la surface totale, le reste étant représenté par de la forêt en voie de reconstitution. La forêt bien structurée est donc très minoritaire. Accessoirement, il est à noter que les arbres « émergents », constituant une « strate disjointe », dont il est souvent question dans les ouvrages sur les forêts tropicales (Richards, 1952 ; Aubreville, 1965) marquent très probablement les endroits où la forêt atteint son architecture finale qui est stratifiée.

CARACTERE INEVITABLE DE LA STRATIFICATION AU STADE FINAL DE LA SYLVIGENESE

Nous avons apporté ailleurs (Oldeman, 1974) une preuve par l'absurde du caractère nécessairement stratifié de la forêt « mature », et de sa tendance à se stratifier toujours davantage. Il y a toutefois des espèces qui ne se conforment pas aux exigences de cette structure. Sont exclues, en particulier, les espèces nomades, les héliophiles ou les sciaphiles (voir Van Steenis, 1956, pour les premières, et la figure 3 pour les dernières). En effet, la forêt, une fois stratifiée, est dans un état très prononcé d'homéostasie et ne peut réagir autrement qu'en résistant fortement à tout changement architectural.

Quand de tels changements sont graduels, par exemple lors de la mort sur pied d'un arbre adulte, le niveau d'inversion écologique s'élève lentement. De jeunes arbres réagissent alors en reprenant leur expansion, provisoirement arrêtée jusque-là, et reconstituent la stratification à mesure que celle-ci se défait. Cette reconstitution étant lente, tout arbre atteignant ses dimensions maximales entre deux ensembles structuraux finira par se voir surcimé et éliminé, à cause d'un manque de lumière, par des espèces possédant une plus grande puissance d'expansion.

Revenant sur la description de l'écotope végétal on voit que, dans une forêt stratifiée subissant des changements graduels, avec une lenteur extrême et inobservable par des moyens directs, le nombre des différents volumes disponibles pour l'expansion végétative est limité. Sur le plan végétatif, les écotopes sont peu nombreux et peu diversifiés. Il en est autrement lorsque les changements sont plus brutaux. Le cas le plus courant en est le chablis, qui détruit la forêt sur une surface assez importante. Longue de 30 à 40 mètres (la hauteur de l'arbre tombé) et d'une largeur variable qui reflète la forme de cet arbre, la surface du chablis est grossièrement pyriforme (fig. 11 B). Sur terrain plat, 90 à 95 % de la surface forestière se couvrent de chablis à différents stades de succession ! Sur les pentes, ce pourcentage est encore plus élevé.

DIVERSIFICATION DES ECOTOPES

En coupe verticale, un chablis a la forme d'un entonnoir plus ou moins régulier (fig. 11 A). Quand il est récent, les pentes des parois sont assez raides ; à mesure que la forêt se reconstitue, celles-ci s'adoucissent peu à peu. Le dernier point à se recouvrir de végétation est l'épicentre de la destruction, situé à l'intérieur de la cime tombée, là où l'éventail d'axes effondrés comprend des troncs réitérés arborescents et arbustifs, donc relativement massifs (fig. 11 B).

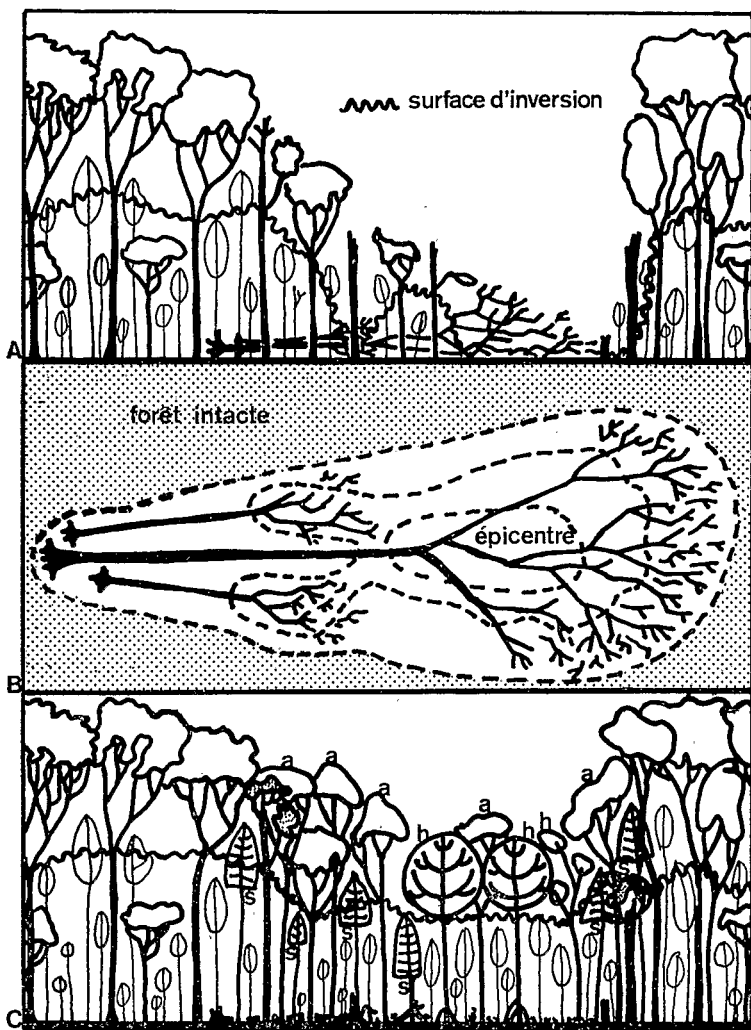


Figure 11. — Le chablis, point de départ de la sylvigénèse. — A. Chablis récent. La surface d'inversion morphologique s'abaisse et prend une forme tourmentée. B. Schéma d'un chablis récent avec la répartition approximative des dommages, les plus étendus se situant dans l'«épïcètrè», où de nombreux axes massifs se sont effondrés. C. Reconstitution forestière sur chablis : h = nomades héliophiles ; s = nomades sciaphiles ; a = Angélique (*Dicorynia guianensis*), ayant germé sous forêt puis poussé vigoureusement au bord du chablis. Une surface d'inversion morphologique se reconstitue et s'élève pendant la sylvigénèse.

La modification des conditions écologiques, provoquée par la chute d'un arbre, n'est donc pas entièrement fortuite, puisqu'elle dépend de l'architecture de cet arbre et de celle de la forêt qu'il détruit : la relative constance de ces deux facteurs confère à tous les chablis des points communs, qui s'apparentent aux caractéristiques de la végétation ripicole, analysée ailleurs (Oldeman, 1972). Cependant, l'architecture d'un arbre adulte reste aléatoire dans la mesure où elle dépend d'une interaction, difficile à évaluer exactement dans chaque cas individuel, entre les conditions écologiques particulières de l'endroit occupé et les facteurs morphogénétiques héréditaires. La structure de la forêt écrasée est indéterminée quant à son stade de reconstitution : il n'y a qu'une chance sur dix environ pour que la partie détruite ait atteint le stade stratifié définitif. Il subsiste également des incertitudes au niveau de la composition floristique de sa population : l'ensemble d'avenir peut être plus ou moins dense, un certain modèle arborescent peut y prédominer ou non, les ensembles structuraux inférieurs peuvent se trouver à des hauteurs différentes (Palmiers !). Enfin, la réserve de graines viables dans le sol forestier peut varier qualitativement et quantitativement d'une façon presque totalement indépendante de l'arbre tombé et selon des modalités non entièrement dictées par la forêt ayant existé précédemment sur la surface du chablis (intervention de l'anémochorie, de la zoochorie).

Les certitudes et les incertitudes inhérentes à la structure d'un chablis sont figurées sur la figure 11, et se traduisent par l'abaissement du niveau d'inversion morphologique. La surface d'inversion prend par ailleurs une forme tourmentée et irrégulière. Il ne s'agit pas ici d'une modulation, mais au contraire de l'action de causes imprévisibles.

Deux facteurs surtout déterminent la reconstitution de la structure forestière : d'une part la réaction des végétaux, traumatisés ou non, qui constituent les parois de l'« entonnoir », et d'autre part la réaction des graines activables par la lumière, présentes à la surface du sol dans les endroits exposés à cause du chablis. Ceci entraîne des variations architecturales qui déterminent elles-mêmes des gradients verticaux, impliquant la création de nouveaux écotopes, inexistantes en forêt stratifiée, et où s'installent des espèces exclues de cette dernière. L'exemple le plus spectaculaire de ce processus est fourni par les espèces nomades héliophiles (par exemple, en Guyane, les *Cecropia* sp. pl., Moraceae, les *Inga* sp. pl., les *Mimosa* sp. pl., Mimosaceae et les *Solanum* sp. pl., Solanaceae) ; dans le cas du chablis, celles-ci se rencontrent dans l'endroit le plus dégagé. Leur durée de vie est relativement courte, leur élimination au cours de la reconstitution forestière a lieu après dix à vingt ans, leur production de graines est extrêmement abondante, et ces arbres ne manifestent

habituellement qu'une réitération peu prononcée. Toutes ces caractéristiques les rapprochent de nombreuses herbes rudérales des régions tempérées.

Il est moins facile, surtout à cause de l'absence d'observations précises et systématiques, de définir l'installation des espèces passant au moins leur stade de jeunesse dans les marges des chablis, là où le niveau de la surface d'inversion est bas tandis que sa forme tourmentée traduit une grande variabilité des conditions écologiques locales. Dans ces zones, la diversification des écotopes est certainement forte, et on y trouve de nombreuses espèces qui ne peuvent se développer à partir de la graine sous une forêt âgée intacte. Parmi celles-ci, les nomades sciaphiles sont à mentionner ; outre *Virola melinonii*, qui n'est d'ailleurs pas parmi les plus caractéristiques, on peut citer en Guyane des Annonacées du genre *Duguetia*, l'Apocynacée *Lacmellea aculeata* et la Boraginacée *Cordia nodosa*.

Enfin, il est probable que, parmi les espèces classiquement considérées comme appartenant à la grande forêt (« Rain Forest species », « dryads », « sedentary species »), il en existe qui, germant sous forêt bien structurée, exigent un apport d'énergie assez fort, sur chablis, pour réaliser l'expansion qui leur permet d'édifier une voûte. Enfin, on pourrait distinguer des espèces germant également dans la pénombre du sous-bois, mais réagissant vigoureusement à de très petites améliorations des conditions écologiques, de sorte qu'elles peuvent « se faufiler » dans la voûte à mesure qu'un vieil arbre mourant intercepte moins de lumière et laisse pénétrer plus d'air sec.

Un exemple guyanais des premières est l'Angélique ou Basralokus (*Dicorynia guianensis*, Papilionaceae), à propos duquel Schulz (1960) note, dans son étude écologique des forêts surinamiennes : « The curves for *Basralokus* trees clearly illustrate the strongly stimulating influence which illumination exercises on the increment. » Cet auteur mentionne aussi la fréquente abondance de cette espèce à l'état « jeune », dans le sous-bois. Les fréquences maximales d'arbres du présent de cette espèce se trouvent, d'après plusieurs de nos propres inventaires, dans des endroits où la voûte est mal structurée et aux pourtours d'anciens chablis, ce qui s'accorde bien avec ce qu'écrit Schulz.

Un exemple d'arbre s'insinuant graduellement dans une voûte légèrement endommagée est beaucoup plus difficile à trouver ; d'après nos observations préliminaires il se pourrait que les Canari-macaques (*Lecythis* s.s., Lecythidaceae) fassent partie de ceux-ci.

7. ELEMENTS POUR UNE DEFINITION DE L'ECOTOPE VEGETAL

Lors du colloque de Kandy (UNESCO, 1958), où tant de points essentiels de la Botanique Tropicale ont été évoqués, une discussion à propos de la théorie des nomades biologiques de Van Steenis a résumé les notions envisageables dans ce domaine. Ce qui vient d'être dit dans les pages précédentes, nous amène à partager les points de vue de Mangenot et de Fosberg : plutôt qu'une division des arbres en deux groupes, les nomades et les autres, c'est la notion d'une série de catégories successionales qui mérite d'être retenue (Fosberg). Appartiendraient à cette série les arbres appelés par Mangenot « cicatriciels éphémères » et « cicatriciels durables », héliophiles, ainsi que les nomades sciaphiles (Oldeman, 1974). Les espèces demandant un assez brusque changement du couvert forestier pour entamer leur ultime phase d'expansion — illustrées provisoirement par l'Angélique, et encore mal étudiées sous cet aspect — constitueraient une quatrième catégorie, qui n'a pas été distinguée à Kandy. La série entière montre une capacité décroissante du modèle initial à convertir un supplément d'énergie exogène utilisable, ce qui se traduit par une tendance croissante à la répétition du modèle et une réduction de la rapidité de croissance. Rappelons que les modalités diverses de transformation d'énergie sont également un caractère fondamental des types biologiques de Raunkiaer (voir Mangenot, 1969), et que l'utilisation de ces types sous les Tropiques s'est heurtée jusqu'ici à de grandes difficultés, surtout du fait que la plupart des végétations équatoriales comportent une grande majorité de phanérophytes. On hésite de ce fait à les définir par la fréquence d'autres types, très minoritaires. Rappelons également, que les types biologiques de Raunkiaer représentent un schéma des réactions végétales vis-à-vis du *macroclimat* et de ses périodes défavorables, ce qui explique ses défaillances sous les Tropiques. Or, les catégories de plantes de la série ébauchée à Kandy se réfèrent, exception faite pour les nomades éphémères, au *microclimat* forestier équatorial, dû à une biorégulation, et l'on pourrait donc les concevoir comme des *types biologiques microclimatiques*. L'architecture globale de la plante d'une part, et son écotope de l'autre, déterminent alors son appartenance à un tel type biologique.

On peut définir, spatialement, l'écotope végétal par le volume maximal occupé par une plante. Dans le cas d'un arbre forestier moyen, ce volume a été schématisé sur la figure 12 A, à droite. La même figure montre la *dynamique* de l'occupation de cet écotope, représentée par une série de phases, chacune caractérisée par le volume réellement occupé par rapport au volume maximal. Le *déterminisme* de cette dynamique est écologique et défini par

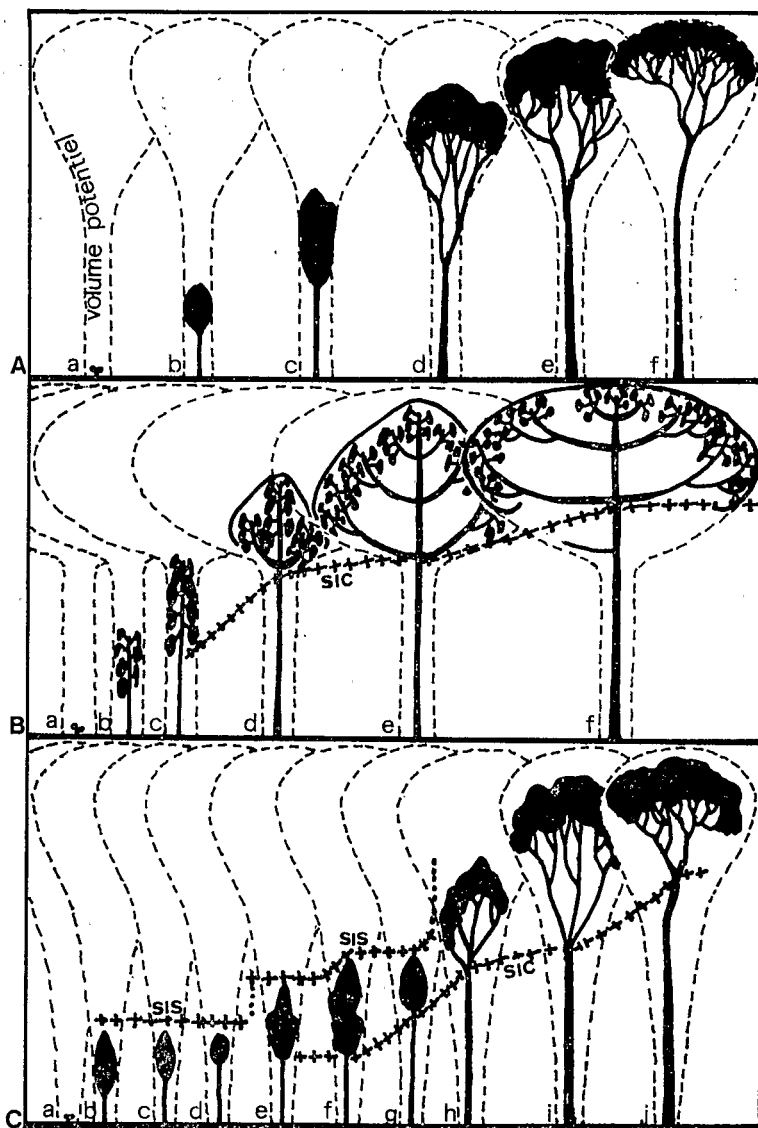


Figure 12. — L'écotopie d'un arbre, son volume, la dynamique de son occupation, et les surfaces d'inversion déterminant cette dynamique : SIS : surface d'inversion subie ; SIC : surface d'inversion créée. A. Occupation de l'écotopie, caractérisée par la relation entre occupation réelle et occupation potentielle du volume. — B. Espèce pionnière (nomade héliophile ou cicatricielle éphémère), poussant sans être influencée par une surface d'inversion, mais en en créant une, sans réitération, par ses branches les plus basses. — C. Espèce « sédentaire » (forestière, dryade), dont l'expansion suit de très près le rehaussement de la surface d'inversion subie, tout en créant graduellement une surface d'inversion nouvelle.

le déplacement du niveau et de la surface d'inversion écologique, déterminé par la végétation environnante : chaque espèce exige que cette surface atteigne une certaine position avant de pouvoir changer de phase en faisant redémarrer son expansion. Cette expansion finit par créer une autre surface d'inversion qui, à son tour, influence la croissance d'arbres plus petits.

Tant que les gradients écologiques ne seront pas mesurés, de tels schémas ne peuvent rester qu'approximatifs. Les figures 12 B et 12 C n'indiquent donc que les grandes lignes du phénomène, dans le cas de l'expansion d'une espèce nomade héliophile d'une part, et d'une espèce « stationnaire » d'autre part. Dans le premier cas, le développement de la cime n'est pas soumis à l'existence préalable d'une surface d'inversion écologique, mais sous cette cime il s'en crée rapidement une. Chez l'espèce « stationnaire » le développement de la cime suit de très près le déplacement lent vers le haut du niveau d'inversion préexistant, tout en engendrant une deuxième surface d'inversion qui remplacera très graduellement la première.

Soulignons que ce schéma ne tient pas compte d'une partie extrêmement importante de la plante : son système racinaire. Lorsque la croissance souterraine d'un arbre se trouve gênée, ceci se répercute sur le développement de l'organisme dans son ensemble et notamment sur son volume final. De ce point de vue il est significatif que les courbes de croissance de l'Angélique, données par Schultz (1960) varient en fonction du caractère du sol, autrement dit du développement racinaire. Celui-ci nous reste malheureusement à peu près totalement inconnu à l'heure présente, mais il faudra certainement en tenir compte à l'avenir pour définir de façon satisfaisante l'écotope végétal.

CONCLUSION

S'il est possible, grâce à l'étude de l'*architecture* d'un système vivant (qu'il s'agisse d'un arbre ou d'une végétation) pendant une certaine phase de sa croissance, de se former une impression assez exacte des modalités des échanges d'énergie entre ces systèmes et leur milieu, les conclusions de telles études se limitent cependant à un stade donné, et ne rendent pas compte du *développement* de ces systèmes.

Ce dernier aspect, dynamique, peut être compris par l'étude des phases successives de croissance : au niveau de la forêt, la nomenclature utilisée — ensembles du présent, d'avenir, du passé — implique cette optique. Le modèle de la croissance arborescente en est un autre aspect. Les modèles arborescents et forestiers permettent ainsi de décrire les processus de croissance, tout en faisant encore abstraction du milieu parce que l'on suppose sim-

plement que celui-ci procure, à chaque étape de la croissance, l'énergie nécessaire à sa réalisation. Cette image est assez proche de la réalité sous climat équatorial, où les facteurs limitants relèvent probablement surtout de la physique et de la biologie du sol et où l'on peut interpréter le développement de l'appareil aérien d'un arbre, et de la partie aérienne d'une forêt, en termes de modulations de gradients d'énergie, et d'effets de rétroaction (« feedback ») de cette modulation sur le système vivant modulateur.

Or, la notion d'écotope, « lieu de séjour », est très exactement l'inverse de cette image, puisqu'elle concerne l'espace où se réalisent successivement des conditions énergétiques permettant le développement d'un système vivant. En principe, il en est de même pour les écotopes zoologiques, où l'alimentation représente l'acceptation des formes utiles d'énergie et où le gîte correspond à l'interception des formes nuisibles, mais dont l'aspect spatial devient très complexe à cause de la mobilité des animaux.

La situation privilégiée de la forêt équatoriale sempervirente par rapport à d'autres écosystèmes, résumée et illustrée ci-dessus, permet un début de définition de l'écotope végétal équatorial. Il suffit de changer d'optique, de passer de la figure 2 à la figure 12, de l'organisme à la place qu'il occupe, à chaque étape de sa vie, dans le système de transferts d'énergie du biotope.

Aux yeux des habitués des écosystèmes tempérés, ce procédé peut paraître trop simple. En vain, ils chercheront, dans l'introduction du présent article, des courbes caractérisant le macroclimat guyanais. Leur absence s'explique par le fait que ce climat n'est à aucun moment de l'année directement limitant (un seul mois « sec » sur certains sols). Les variations climatiques induites par l'écosystème lui-même sont bien plus importantes. Quant à la simplicité évoquée ci-dessus, elle n'est qu'apparente car le manque de complexité dû à l'absence d'intervention des facteurs macroclimatiques, est plus que compensé par les multiples nuances de la régulation biotique : entre les deux écotopes extrêmes esquissés sur les figures 12 B et 12 C, il existe de nombreux intermédiaires.

En outre, il ne s'agit ici que de critères végétatifs, ébauchant les limites des écotopes. Lorsqu'on considère d'autres fonctions végétales : pollinisation, dispersion des diaspores, protection plus ou moins poussée contre les parasites et les prédateurs (Janzen, 1967, 1970), on voit que la probabilité est minime pour que deux espèces arborescentes d'une même forêt tropicale soient vraiment et complètement sympatriques. La fréquence et la rareté des espèces dépendent de la fréquence avec laquelle se réalisent les conditions propres à leur écotope, et de leur tolérance vis-à-vis des variations de cette réalisation. Grâce à une telle tolérance, des écotopes pourraient partiellement se recouvrir dans l'espace

ou dans le temps, mais dans ce cas il devrait exister une pression de sélection dans la direction de leurs parties « totalement libres ». L'architecture des espèces, celle de la forêt et enfin celle de la mosaïque forestière successionnelle, sont ainsi des indicateurs de la sylvigénèse qui sans cesse réalise, puis détruit, les écotopes au sein du biotope.

Soulignons, pour conclure, que l'image de la forêt, ressortant de cette analyse, ne ressemble guère à la description de quelque chose d'immuable mais prend, par contre, les traits d'un processus actif dont quelques phases seulement supportent la comparaison classique avec une cathédrale gothique. L'idée de permanence, voire d'éternité, évoquée par cette comparaison, est très fautive dans le cas de la forêt dont la continuité ne peut être formulée qu'en termes d'une génèse cyclique.

SUMMARY

The ecotope has been defined by Whittaker et al. (1973) as the « full range of adaptations to external factors of both niche and habitat ». This term is the only one among those used by animal ecologists which can be applied to plants without extensive redefinition.

An example is then given, based on the analysis of a plot of an evergreen rain-forest in French Guiana. The study of the growth patterns of trees (architectural models), together with that of the forest structure, during successive developmental and successional stages, makes possible a better understanding of the dynamics of tropical sylvigénèse. In an evergreen rain-forest environment, the climate itself does not exert a limiting influence upon forest vegetation. On the contrary, the growth of individual trees, as well as forest succession, are strongly influenced by the micro-climatic feedback effects of developing vegetation. The stratification of a mature rain-forest is both the cause and the result of this biological regulation, which acts through the modulation of the vertical gradients of light and humidity and manifests itself via « inversion levels ».

From the beginning of the regeneration cycle (a tree-fall for instance) to its end (a stratified forest with a small net production), numerous transient ecotopes can be distinguished. The plant types proposed at the Kandy Symposium (biological nomads, scar species, sedentary species) appear to play the same role in this biologically determined microclimate as Raunkiaer's biological types in temperate macroclimates : they represent different ways of reacting to the environment by different strategies of energy and nutrient transfer.

The importance of a fundamentally dynamic concept of the equatorial rain-forest is finally stressed, the architecture of every living tree being at every moment the phenotypic expression of a compromise between the inborn growth-pattern of the species and the constraints of the local environment.

REMERCIEMENTS

Je remercie très vivement Messieurs F. HALLÉ et F. BOURLIÈRE pour l'aide et les conseils précieux qu'ils m'ont prodigués pendant la rédaction du présent article. J'exprime également ma reconnaissance vis-à-vis de MM. BURGOT et ELFORT, de l'équipe de la Section de Botanique du Centre ORSTOM de Cayenne, dont l'aide sur le terrain a été aussi précieuse qu'efficace.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBREVILLE, A. (1965). — Principes d'une systématique des formations végétales tropicales. *Adansonia*, N.S., 5 : 153-197.
- CACHAN, P. et DUVAL, J. (1963). — Variations microclimatiques verticales et saisonnières dans la forêt sempervirente de Basse Côte-d'Ivoire. *Ann. Fac. Sci. Dakar*, 8 : 5-87.
- FOSBERG, F.R. (1958). — Voir UNESCO (1958), pp. 217-218.
- HALLÉ, F. et OLDEMAN, R.A.A. (1970). — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Paris, Masson & Cie, 178 p.
- JANZEN, D.H. (1967). — Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, 21 : 620-637.
- JANZEN, D.H. (1970). — Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Amer. Nat.*, 104 : 501-528.
- KIRA, T. et SHIDEI, T. (1967). — Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific. *Jap. J. Ecol.*, 17 : 70-87.
- KOK, B. (1960). — Efficiency of photosynthesis. *Encyclopedia of Plant Physiology*, 5, 1 : 566-633.
- MANGENOT, G. (1969). — Réflexions sur les types biologiques des plantes vasculaires. *Candollea*, 24 : 279-294.
- MONSI, M. (1968). — Mathematical models of plant communities. *UNESCO, Rech. Ress. Nat.*, 5 : 131-149.
- ODUM, E.P. (1953). — *Fundamentals of Ecology*. Philadelphia, Saunders, 384 p., 2^e éd. ; 1959, 546 p., 3^e éd. 1971, 574 p.
- ODUM, H.T., et PIGEON, R.F. (1972). — *A Tropical Rain Forest*. U.S. Atomic Energy Commission.
- OGAWA, H., YODA, K., KIRA, T., OGINO, K., SHIDEI, T., RATANAWONGSE, D. et APASUTAYA, C. (1965). — Comparative ecological study on three main types of forest vegetation in Thailand. I. Structure and floristic composition. II. Plant biomass. *Nature and Life in South East Asia*, 4 : 13-48, 49-80.
- OLDEMAN, R.A.A. (1972). — L'architecture de la végétation ripicole forestière des fleuves et criques guyanais. *Adansonia N.S.*, 12 : 253-265.
- OLDEMAN, R.A.A. (1974). — L'architecture de la forêt guyanaise. *Mém. ORSTOM*, 70.

- RICHARDS, P.W. (1952). — *The Tropical Rain-forest*. Cambridge, University Press.
- SCHULZ, J.P. (1960). — Ecological studies on rain forest in Northern Surinam. *Verh. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Afd. Natuurk., Reeks 2*, 53, 1 : 1-267.
- SHINOZAKI, K., YODA, K., HOZUMI, K., KIRA, T. (1964). — A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory. I. Basic analyses. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. *Jap. J. Ecol.*, 14 : 97-105, 133-139.
- STEENIS, C.G.G.J. van (1956). — Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types : the biological nomad theory. in UNESCO, 1958.
- UNESCO (1958). — *L'étude de la végétation tropicale. Actes du colloque de Kandy*. Paris, UNESCO, 226 p.
- WHITTAKER, R.H., LEVIN, S.A., et ROOT, R.B. (1973). — Niche, habitat, and ecotope. *Amer. Nat.* 107 : 321-338.